Massenflüge von Lepidopteren über die Nordsee im Alttertiär

(Insecta, Lepidoptera)
von

JES RUST
eingegangen am 24.VIII.2000

Zusammenfassung: Aus marinen Sedimenten des Paleozäns/Eozäns im Gebiet des dänischen Limfjordes liegen etwa 1.750 fossile Lepidopteren vor, die das größte bislang bekannte Vorkommen von fossilen Faltern bilden. Das Material zeigt, daß Lepidopteren bereits vor ca. 55 Millionen Jahren eine arten- und individuenreiche Insektengruppe bildeten. Eine einzelne Art der Heteroneura ist mit über 1.000 Funden vertreten, wobei häufig mehrere Exemplare auf einer einzelnen Schichtfläche überliefert wurden. Die hohe Funddichte dieser Lepidopterenart in Ablagerungen der ehemaligen Nordsee wird als Folge einer Massenwanderung über die offene See interpretiert. Neben der Erläuterung dieses Vorkommens werden Aspekte der Fossilerhaltung von Lepidopteren und ihre Flüge über Meeresgebiete erörtert.

Abstract: About 1.750 specimens of fossil Lepidoptera were found in marine sediments from the Paleocene/Eocene of Denmark. This is the most extensive fossil record of Lepidoptera we know so far. The great abundance indicates that moths and butterflies constituted a dominant insect group already about 55 million years ago. More than 1.000 specimens belong to one species of the Heteroneura. Commonly several individuals of this species are embedded closely together in the sediment. The great abundance of a single lepidopteran species in sediments of the former North Sea indicates mass migrations over the open sea. Beside the report of these material aspects of the fossilization of Lepidoptera and their flights over the sea are discussed.

Einleitung

Die alttertiären Ablagerungen im Gebiet des dänischen Limfjordes gehören zu den reichsten Fundstätten von fossilen Insekten in Europa (Larsson, 1975; Willmann, 1990; Rust, 1999). Bei den Sedimenten der sogenannten Fur-Formation ("Moler") handelt es sich um Diatomite im Wechsel mit Aschenlagen und mehreren Horizonten von stark verfestigte Zementsteinen, die neben den Insekten eine reiche marine Fauna sowie Pflanzen und terrestrische Wirbeltiere geliefert haben (Bonde, 1987). Auch die unterlagernden Ablagerungen der Ølst-Formation sind äußerst fossilreich. Sie bestehen aus dunklen marinen Tonschiefern mit einer Insektenfauna, die sich von jener der Fur-Formation deutlich unterscheidet. Die Sedimente haben ein Alter von ca. 55 Millionen Jahren (Paleozän/Eozän) und wurden vor der Süd- bzw. Südwestküste Skandinaviens in einem Auftriebsgebiet mit einer Wassertiefe von vermutlich einigen hundert Metern abgelagert (Bonde, 1997). Während frühere Bearbeiter der Insektenfauna davon ausgingen, daß die Insekten infolge von Sturmereignissen über die damalige Nordsee gelangten (Larsson, 1975), hat sich nun herausgestellt, daß die Insekten durch aktiven Flug, passive Drift

im Aeroplankton oder als blinde Passagiere mit größeren Pflanzenresten in das Meer eingetragen wurden (Rust, 1999). Funde von nicht flugfähigen Insekten oder Larven fehlen bislang. Zu den vielen herausragenden Funden des dänischen Alttertiärs gehören ungewöhnlich zahlreiche und oft sehr gut erhaltene Exemplare von Lepidopteren. Unter anderem stammt der bislang ältesten Fossilbeleg eines Tagfalters (Rhopalocera) aus den dänischen Ablagerungen. Mit großer Wahrscheinlichkeit gehört dieses Exemplar zu den Hesperioidea (Andersen & Andersen, 1996: fig. 30; Kristensen & Skalski, 1999: fig. 2.6).

Nach neuerer Schätzung (KRISTENSEN & SKALSKI, 1999) waren bislang nur etwa 600 bis 700 Funde von fossilen Faltern bekannt. Das könnte zu der Vermutung führen, daß die Lepidopteren ihre heutige Arten- und Individuenhäufigkeit erst in der jüngeren geologischen Vergangenheit entwickelt haben. Eine solche Annahme ist nach dem hier vorgestellten Befund jedoch sehr unwahrscheinlich. Die systematische Bestandsaufnahme und Bearbeitung von ca. 20.000 fossilen Insekten aus verschiedenen dänischen Museums- und Privatsammlungen durch den Verfasser ergab eine Gesamtzahl von ca. 1.750 Lepidopteren, von denen mindestens 1.000 Exemplare auf eine einzige Art entfallen. Damit ist das dänische Alttertiär das mit Abstand reichste Vorkommen von fossilen Lepidopteren und es hat zudem den ersten Fossilnachweis von Insekten-Massenwanderungen geliefert (Rust, 2000).

Fossile Lepidopteren des dänischen Alttertiärs

Die jüngste, vollständige Übersicht über fossile Lepidopteren stammt von Kristensen & Skalski (1999). Ihr bislang ältester Fossilnachweis stammt aus dem Unteren Jura von Dorset in England (Whaller, 1985). Aus dem Oberen Jura von Kasachstan wurden die möglicherweise ältesten Vertreter der Glossata-Ditrysia gemeldet (Kozlov, 1989). Die systematische Stellung von weiteren Funden aus dem Jura und der Kreide ist noch umstritten (Übersicht in Kristensen & Skalski, 1999). Die Fossilnachweise vieler Gruppen stützen sich nicht nur auf Funde der Imagines, sondern auch auf fossile Blattminen, Larven, Puppen, Kokons, Eier oder einzelne Flügelschuppen (Kristensen & Skalski, 1999).

Über Lepidopteren aus dem dänischen Alttertiär hat zuerst Henriksen (1922: 19) berichtet. Ihm standen nur fünf Funde zur Verfügung, die er pauschal als Vertreter von Nachtfaltern ("moths") bezeichnete. Das Material war offensichtlich nur ungenügend erhalten. Larsson (1975: 204) meldete einige Exemplare, bei denen es sich seiner Ansicht nach um Angehörige der Rophalocera handeln könnte.

Eine nähere systematische Zuordnung des umfangreichen Lepidopteren-Materials des dänischen Alttertiärs ist wegen des Fehlens wichtiger diagnostischer Merkmale in den meisten Fällen nicht möglich. Nur bei manchen Arten sind Autapomorphien von rezenten Teilgruppen der Lepidopteren überliefert, die zumindest bis zu einem hochrangigen systematischen Niveau eine sichere Zuordnung ermöglichen. Die mit Abstand häufigste Art der Fur-Formation zeigt eine verlängerte, distal eingerollte Galea, bei der es sich um eine Autapomorphie der Glossata handelt. Die Zuordnung dieser Form zu den Heteroneura kann über die Existenz eines Frenulums am Hinterflügel mit relativ großer Sicherheit begründet werden. Dieses Merkmal ist eine der mutmaßlichen Autapomorphien der Heteroneura, deren Monophylie noch nicht völlig gesichert ist (vergl. NIELSEN & KRISTENSEN, 1996; KRISTENSEN & SKALSKI, 1999). Die Körperlänge beträgt bei dieser Art ohne Antennen durchschnittlich 14 mm, die Flügellänge mindestens 13,5 mm (Abb. 1). Alle Flügel sind apikal unvollständig bzw. ausgefranst. Sehr viele Flügel tra-



Abb. 1: Zwei Exemplare von Heteroneura spec. aus dem dänischen Alttertiär. Die weitgehend vollständigen Tiere wurden eng benachbart auf dem Boden der ehemaligen Nordsee eingebettet. Die Körperlänge des rechten Exemplares beträgt ca. 14 mm.

gen Reste der Beschuppung. Diese Schuppen wurden bereits von Rust (1998: 55, Abb. 9a) näher beschrieben. Sie sind schmal und länglich ausgebildet und mit fünf dunkel gefärbten Längsrippen versehen, die in einen gezähnten Apikalrand auslaufen.

Neben dieser sehr häufigen Art konnten fünf weitere Arten abgegrenzt werden (Rust, 1999), von denen drei sehr klein sind (Körperlänge ohne Antennen 5–7 mm). Eine weitere Art ist bislang nur durch isolierte Flügelreste belegt, die dicht mit dunkelbraunen Schuppen besetzt sind und eine Länge von 29 mm erreichen. Aus allen Sammlungen liegen weitere Reste von Lepidopteren vor, für die eine nähere Beschreibung wegen der ungenügenden Erhaltung zur Zeit noch nicht lohnt. In den meisten Fällen handelt es sich dabei um isolierte Flügel, von denen überwiegend nur der Umriß und einige Schuppen oder sehr schwache Aderabschnitte überliefert sind. Anhand der verschiedenen Formen und Größen der Flügel ist aber deutlich zu erkennen, daß die Formenvielfalt der Lepidopteren aus dem dänischen Alttertiär mit den bislang beschriebenen Arten bei weitem noch nicht erschöpft ist. Die Lepidopteren der Fur- und Ølst-Formation gehören nicht zuletzt wegen ihres hohen Alters und der oft weitgehend vollständigen Überlieferung zu den besonders interessanten Insektengruppen dieses Vorkommens, von denen in Zukunft noch herausragende Funde zu erwarten sind.

Erhaltung der fossilen Lepidopteren

Eine der wichtigsten Gründe für die Seltenheit von fossilen Lepidopteren beruht auf der sehr langen postmortalen Driftphase von Lepidopterenkörpern auf Wasseroberflächen - sie sind im Normalfall "unsinkbar" Von allen Insektengruppen erreichen Lepidopteren die höchsten Werte für den Quotienten aus Flügeloberfläche und Körpermasse (WAGNER et al. 1996; Rust, 1998). Die Oberflächenhaftung der Flügel ist so groß, daß die Oberflächenspannung des Wassers nicht ohne äußere Einwirkungen überwunden werden kann. Zudem ist es fast unmöglich einen Lepidopterenflügel mit Wasser zu benetzen. Der Kontaktwinkel zwischen einem Wassertropfen und der Flügeloberfläche lag bei Lepidopteren-Arten, die von Wagner et al. (1996) experimentell untersucht wurden, zwischen 123° und 141° Bei einem Winkel von 180°, der von keiner bekannten Oberfläche erreicht wird, würde der Tropfen die Oberfläche nur in einem Punkt berühren. Driftversuche mit rezenten Lepidopteren, die von MARTÍNEZ-DELCLÒS & MAR-TINELL (1993) durchgeführt wurden, zeigten, daß die Individuen noch nach 15 Tagen auf der Wasseroberfläche umhertrieben. Dabei hatten sie sich soweit zersetzt, daß die Überreste fast nicht mehr als Reste von Lepidopteren zu identifizieren waren. Die langen Driftzeiten erhöhen natürlich auch die Wahrscheinlichkeit, daß die Individuen z.B. von Fischen gefressen werden. Die Lepidopteren aus der Ølst- und Fur-Formation weisen verschiedene Grade der Zersetzung auf, was auf ganz unterschiedliche Driftzeiten schließen läßt. In den Sammlungen liegen Serien von verschiedenen Erhaltungsstadien vor, die es ermöglichen, auch unscheinbare Reste bestimmten Formen zuzuordnen. Die mit Abstand häufigsten Lepidopterenreste sind isolierte Flügel und Flügelfragmente. In den meisten Fällen liegen diese nur noch als matte, kleine Flecken auf der Gesteinsoberfläche vor (vergl. Rust, 1998: Abb. 9b) und nur durch den Vergleich mit vollständigeren Exemplaren ist erwiesen, daß es sich tatsächlich um Lepidopterenflügel handelt. Andererseits gibt es zahlreiche, weitgehend vollständige Exemplare, die offensichtlich rasch in die Wassersäule abgesunken und am Meersboden eingebettet worden sind. Die Überwindung der Oberflächenspannung des Meerwassers kann in diesen Fällen z. B. durch Regen oder den Einfluß von Wellenschlag begünstigt worden sein (vgl. Rust, 1998:

Von der häufigsten Lepidopteren-Art aus dem dänischen Alttertiär liegen Sedimentplatten vor, auf denen mehrere Exemplare dicht benachbart nebeneinander eingebettet wurden (Abb. 1). In einem Fall liegen neun Flügel und fünf weitgehend vollständige Exemplare auf einer Sedimentoberfläche zusammen. Derartige Ansammlungen einer einzelnen Lepidopteren-Art auf einem sehr kleinen Ausschnitt eines ehemaligen Meeresbodens können nur vorkommen, wenn diese Art mehr oder weniger regelmäßig in großen Schwärmen über das damalige Meer geflogen ist. Dieses Verhalten ist von heutigen Vertretern der Lepidopteren gut bekannt.

Lepidopteren-Wanderung über die Nordsee im Alttertiär

Annahmen über ehemalige Wanderungen von fossil überlieferten Organsimen können, wie alle Verhaltensäußerungen, nur auf indirektem Wege anhand des Vergleiches mit rezenten Formen aus dem Fossilbericht abgeleitet werden.

Über das Flug- und insbesondere das Migrationsverhalten der rezenten Lepidopteren gibt es ein umfangreiches Schrifttum, auf das hier verwiesen werden kann (vergl. u. a. Јониѕои, 1969; Drake & Gatehouse, 1995; Holloway & Nielsen, 1999). Неуремами (1967) hat über Fänge von Lepidopteren in Farbschalen auf Feuerschiffen in der Nordsee berichtet. Besonders artenreich waren insbesondere Pieris-Arten und Angehörige der Noctuoidea vertreten. Nicht nur für die Lepidopteren sondern generell für alle größeren, aktiv fliegenden Insekten konnte HEYDEMANN (1967: 192) beobachten, daß sie vor allem während Schönwetterperioden fliegen und dann die Farbschalen noch in 30 km Entfernung vom nächstgelegenen Land gezielt ansteuern. Kleine Formen sind während dieser Wetterlagen nur selten in den Farbschalen zu finden, während sie in Luftfängen (z.B. mit Netzen) häufig sind. Bei starken Winden, wenn aktives Fliegen praktisch nicht mehr möglich ist, sind sie in den Farbschalen fast genauso häufig wie in den Luftfängen. Es aeht also ein "Regen" von verschiedenen Insekten an Bord der Schiffe und natürlich auch auf die Wasseroberfläche nieder. Die Existenz von zahlreichen Lepidopteren in den Ablagerungen des dänischen Alttertiärs könnte also als Hinweis auf einen aktiven Flug dieser Tiere während weitgehend windstiller Schönwetterlagen gedeutet werden. Das ist insbesondere für die weitgehend vollständig überlieferten Individuen anzunehmen. Wie bereits erläutert wurde, ist für die große Zahl von fossilen, isolierten Flügeln hauptsächlich die lange postmortalen Drift auf der ehemaligen Wasseroberfläche verantwortlich. Auf den Einfluß von Stürmen oder starken Winden geht die Häufigkeit dieser Flügel, die fast immer flach ausgebreitet bzw. nicht verfaltet auf der Sedimentoberfläche liegen, sicher nicht zurück.

Auch in anderen Regionen sind Lepidopteren über offenen Meersgebieten gefangen worden.

Nach Bowden & Johnson (1976: Tab. 5.2) sind sie in Fängen aus dem Pazifischen, Atlantischen, Indischen und Antarktischen Ozeanen mit ca. 0,2% (= 125 Exemplare) in der Gesamtfängen vertreten und damit etwa so häufig wie Coleopteren und Heteropteren. Den größten Anteil stellen kleine und mittelgroße Formen (z.B. "nicht differenzierte Mikrolepidopteren" sowie Angehörige der Pyralidae, Blastobasidae und Opostegidae). Große Lepidopteren (z. B. Vertreter der Sphingidae) sind dagegen nur durch Einzelexemplare belegt. Diese Größenabhängigkeit in den Fängen stimmt mit den Befunden aus dem fossilen Material aut überein und könnte die relativ große Seltenheit von großen Lepidopteren in den Ablagerungen der Ølstund Fur-Formation erklären. Dabei ist freilich zu berücksichtigen, daß die Entfernung zum nächstgelegenen Festland bei der Anzahl der Arten und Individuen eine entscheidende Rolle spielt. 48% aller Fänge, auf die sich BOWDEN & JOHNSON (1976) beziehen und für welche die Distanzen zum nächstgelegenen Land bekannt sind, stammen aus Fängen, die in mehr als 100 km Entfernung zum Festland gemacht worden sind (Yosнімото & Gressitt, 1960, 1961; Yoshimoto, Gressitt & Mitchell, 1962; Gressitt, Coatsworth & Yoshimoto, 1962; Harrell & Yoshimoto, 196 німото, 1964; Harrell & Holzapfel, 1966). Daß große, aktiv fliegende Formen bei diesen sehr großen Distanzen gegenüber kleinwüchsigen Arten unterrepräsentiert sind, ist verständlich. Die insgesamt niedrige Zahl der Lepidopteren (125 Exemplare, BOWDEN & JOHNSON, 1976) in den relativ zahlreichen Fängen aus offenen ozeanischen Gebieten ist eine zusätzliche Bestätigung für die Annahme, daß es sich bei der häufigsten Lepidopteren-Art der Fur-Formation (Heteroneura gen. et spec. indet.) um eine aktiv wandernde Form gehandelt hat, die vermutlich in Massenschwärmen über das offene Meer gezogen ist. Eine andere Erklärung kann angesichts der hohen Anzahl und der teilweise großen Funddichte dieser Art in verschiedenen stratigraphischen Niveaus ausgeschlossen werden. Es handelt sich damit um den bislang ältesten und einzigen Nachweis von Wanderverhalten bei fossilen Lepidopteren.

Das Herkunftsgebiet der Nachtfalter lag im südlichen bzw. südwestlichen Skandinavien. Die Analyse der gesamten Insektenfauna mit einer großen Vielfalt von pflanzensaugenden Insekten zeigt, daß im Alttertiär eine üppige, reich gegliederte Vegetation auf dem skandinavischen Festland vorgeherrscht haben muß. Ein breites Spektrum von Süßwasserinsekten läßt

auf ausgedehnte stehende und fließende Gewässer schließen. Daneben gibt es viele fossile Formen, deren heutigen Verwandte Bewohner von Feuchtgebieten sind. Besonders artenreich sind ferner Insekten, die auf die ehemalige Existenz von Wäldern, aber auch von offenen Arealen mit Strauchvegetation schließen lassen. Ob die fossil dokumentierten Massenflüge der Lepidopteren infolge einer Verknappung der Nahrungsresourcen, wegen zu hoher Populationsdichte oder als Reaktion auf zeitweilig ungünstige klimatische Bedingungen stattgefunden haben, ist heute nicht mehr zu ermitteln. Die große Anzahl der Nachtfalter in unterschiedlichen Fundhorizonten und die Zusammensetzung der darin erhaltenen übrigen Insektenfauna kann aber als Hinweis dafür gewertet werden, daß es sich bei den Massenflügen um ein saisonales Ereignis während der warmen Monate des Jahres gehandelt hat.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. U. Eitschberger (Marktleuthen) für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit. Ohne die großzügige Unterstütztung der folgenden dänischen Sammler und Museen wären die Untersuchungen nicht möglich gewesen: H. & R. Madsen, B. S. Mikkelsen (Moler-Museum, Mors), E. Rettig (Nykøbing), Dr. G. Stenstrop (Fur-Museum, Fur) und Geologisches Museum Kopenhagen. Die Arbeiten über die Insekten des dänischen Alttertiärs werden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

Literatur

- ANDERSEN, N. M. & S. ANDERSEN (1996): Kæmpemyrer og andre danekræ fra Limfjordens askeserie. – Naturens Verden, 11–12: 417–432.
- BONDE, N. (1987): Moler its origin and its fossils especially fishes. 52 S., Skamol, Nyköbing, Dänemark.
- BONDE, N. (1997): A distinctive Fish Fauna in the basal Ash-Series of the Fur/Ølst Formation (U. Paleocene, Denmark). Aarhus Geoscience 6: 33–48.
- BOWDEN, J. & C. G. JOHNSON (1976): Migration and other terrestrial insects at sea. In: CHENG, L. (Hrsg.) Marine insects, S. 97–117, Amsterdam, Oxford (North Holland Publication Company).
- DRAKE, V. A. & A. G. GATEHOUSE (Hrsg.) (1995): Insect migration: tracking resources through space and time. Cambridge Univ. Press, 478 S.
- Gressitt, J. L., Coatsworth, J. & C. M. Yoshimoto (1962): Air-borne insects trapped on "Monsoon expedition" Pacific Insects 4 (2): 319–323.
- HARRELL, J. C. & E. HOLZAPFEL (1966): Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific, Part 6.

 Pacific Insects 8 (1): 33–42.
- HARRELL, J. C. & C. M. Yosнімото (1964): Trapping of air-borne insects on ships on the Pacific, Part 5. Pacific Insects 6 (2): 274–282.
- HENRIKSEN, K. (1922): Eocene insects from Denmark. Danmarks geol. Unders. 2 (37): 1-36.
- HEYDEMANN, B. (1967): Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. Dtsch. Ent. Z., N. F., 14: 185–215.
- HOLLOWAY, J. P. & E. S. NIELSEN (1999): Biogeography of the Lepidoptera. In: Lepidoptera, Moths and Butterflies. Vol. 1: Evolution, Systematics, and Biology (Hrsg.: Kristensen, N. P.); Handbuch der Zoologie, Bd. IV, **34**: 423–462.

- JOHNSON, C. G. (1969): Migration and Dispersal of Insects by Flight. 763 S.; Methuen, London
- KozLov, M. V. (1989): New Lepidoptera (Papilionidae) from Upper Jurassic and Lower Cretaceous. Paleont. Zhurn. 4: 37–42.
- Kristensen, N. P. & A. W. Skalski (1999): 2. Phylogeny and Palaeontology. In: Lepidoptera, Moths and Butterflies. Vol. 1: Evolution, Systematics, and Biology (Hrsg.: Kristensen, N. P.); Handbuch der Zoologie, Bd. IV, 34: 7–25.
- LARSSON, S. G. (1975): Palaeobiology and mode of burial of the insects of the Lower Eocene Moclay of Denmark. – Bull. geol. Soc. Denmark 24: 193–209.
- Martínez-Delclòs, X. & J. Martinell (1993): Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of Lithographic Limestones from Spain. Kaupia 2: 133–144.
- NIELSEN, E. S. & N. P. KRISTENSEN (1996): The Australian moth family Lophocoronidae and the basal phylogeny of the Lepidoptera-Glossata. Inv. Taxon. 10: 1199–1302.
- Rust, J. (1998): Biostratinomie von Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, oberes Paleozän / unteres Eozän). Paläont. Z. **72** (1/2): 41–58.
- Rust, J. (1999): Biologie der Insekten aus dem ältesten Tertiär Nordeuropas. Habilitationsschrift, Biologische Fakultät der Universität Göttingen, 482 S., 34 Taf.
- Rust, J. (2000): Fossil record of mass moth migration. Nature 405: 530-531.
- WAGNER, T.; NEINHUIS, C. & W. BARTHLOTT (1996): Wettability and contaminability of insect wings as a function of their surface sculptures. Acta Zool. 77: 213–225.
- WHALLEY, P. E. S. (1985): The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.) 39 (3): 107–189.
- WILLMANN, R. (1990): Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, ob. Paleozän/unt. Eozän?). 1. Allgemeines. Meyniana **42**: 1–14.
- YOSHIMOTO, C. M. & J. L. GRESSITT (1960): Trapping of air-borne insects on ships on the Pacific (Part 3). Pacific Insects 2 (2): 239-243.
- YOSHIMOTO, C. M. & J. L. GRESSITT (1961): Trapping of air-borne insects on ships on the Pacific (Part 4). Pacific Insects 3 (4): 556–558.
- Yoshimoto, C. M., Gressitt, J. L. & C. J. Mitchell (1962): Trapping of air-borne insects in the Pacific-Antarctic area, 1. Pacific Insects 4 (4): 847–858.

Anschrift des Verfassers

Priv.-Doz. Dr. Jes Rust
Institut für Zoologie und Anthropologie der Georg-August-Universität
Abteilung für Morphologie, Systematik und Evolutionsbiologie
Berliner Str. 28
D-37073 Göttingen
Germany